ASPECTOS DE LA RELACION ENTRE *THALURANIA FURCATA COLOMBICA* (AVES TROCHILIDAE) Y LAS FLORES EN QUE LIBA, EN UN BOSQUE SUBANDINO

Por
ANA VICTORIA AYALA R. *

ABSTRACT

Between April and September 1983 observations were made on the relations between *Thalurania furcata colombica* and flowers in the laguna de Pedro Palo area (Cundinamarca, Colombia). The hummingbird was seen visiting 15 species of plants (beloging to 13 families) situated mainly on the edge of forest, among which the following species showed a high degree of ornithophily: *Besleria solanoides* (Gesneriaceae), *Bomarea racemosa* (Amaryllidaceae), *Cornutia odorata* (Verbenaceae), *Erythrina edulis* (Fabaceae) and *Palicourea popayanensis* (Rubiaceae). Nectar was available for hummingbirds during the six months of study.

Although males and females of the species had similar habitat and food preferences, a relatively small number of agressive encounters between them was recorded. Three mechanisms were recognized which contributed to reduce these encounters: 1. a difference in foraging strategies, males being predominantly territorial and females generalists (behaving as territorial or "trapliners" according to circumstances); 2. differences in the temporal organization of their foraging activity through the day; 3. differences in spatial organization, males and females tending to exploit different parts of the same plant.

---

* Universidad Nacional de Colombia. El presente artículo se basa en el trabajo de grado presentado por la autora, como requisito parcial para optar al título de Bióloga.

Thalurania furcata defended its feeding territories against individuals of its own and other species of hummingbirds (*Chlorostilbon gibsoni, Coeligena prunellei* and others), flower-piercers (mainly *Diglossa sittoides*), and butterflies.

El mayor nivel de coadaptación ave nectarívora-flor conocido hasta el momento, se ha logrado en los Trochilidae (VAN DER PIJL & DODSON, 1969; FEINSINGER *et al.*, 1979); tanto, que se ha hablado de flores adaptadas a la polinización por una especie particular de colibrí, y de colibríes que dependen para su alimentación de una sola clase de flor (SNOW & SNOW, 1980).

Los factores principales que afectan la selección de alimento por parte de los colibríes están relacionados con: hábitat y estratificación de la vegetación (STILES & WOLF, 1970; FEINSINGER & COLWELL, 1978), distribución espacial y características de las flores (FEINSINGER & COLWELL, 1978; FEINSINGER *et al.*, 1979), distribución temporal del alimento (WOLF *et al.*, 1976), morfología del pico del ave (FEINSINGER & COLWELL, 1978; STILES, 1978 a; FEINSINGER *et al.*, 1979), tamaño del cuerpo (WOLF *et al.*, 1976), "disco de sustentación del ala" (wing disc loading) y, finalmente, la energía que el colibrí requiere para sustentarse en el aire (EPTING & CASEY, 1973; WOLF *et al.*, 1976).

Colombia está incluida en el área central de evolución de los Trochilidae (SNOW & SNOW, 1980) y posee numerosas especies así como riqueza de hábitats ocupados por ellos. Al igual que trabajos anteriores (SNOW & SNOW, 1980; MURCIA, 1983), el presente aporta al conocimiento de la ecología de los colibríes en este país; específicamente, trata algunos aspectos de la interacción *Thalurania furcata colombica*-flor proveedora de alimento en un Bosque Subandino.

MATERIALES Y METODOS

Area de estudio

El estudio se realizó en un sector (de aproximadamente un kilómetro cuadrado) al occidente y suroccidente de la laguna de Pedro Palo, situada en la región del mismo nombre en el Municipio de Tena, Departamento de Cundinamarca, aproximadamente 30 Km. al occidente de Bogotá, a los 4° 40' 47" Lat. N. y 74° 23' 17" Long. W., y a una elevación media de 2100 msnm.

Se obtuvo una información aproximada del clima del área, utilizando los registros de una estación cercana: La Florida (HIMAT, 1983). Los trimestres más lluviosos en un lapso de 46 años (1936-1981) fueron septiem-

bre-octubre-noviembre y marzo-abril-mayo, y los menos lluviosos diciembre-enero-febrero y especialmente junio-julio-agosto; la precipitación media anual fue de aproximadamente 1.500 mm. La temperatura (promedio 1970-1980) osciló alrededor de los 16.7° C, y al aplicar la ecuación de Eidt (1952), se obtuvo un valor de 17.4° C, de temperatura media anual. Según los registros de brillo solar, se calculó 74.7% de horas de nubosidad en el período luminoso del día.

La formación vegetal del lugar corresponde según CUATRECASAS (1958) a Selva Subandina o Bosque Subandino y según la clasificación de HOLDRIDGE (1979) a Bosque muy húmedo Montano Bajo (Bmh-MB). En el área seleccionada se pudo apreciar un sector extenso de bosque de robles *(Quercus humboldtii)*, parte del cual se hallaba poco intervenido y el restante evidentemente afectado por la acción humana; un sector de vegetación secundaria con presencia de *Cecropia* spp. y parches de *Eucalyptus* spp. y, finalmente, praderas artificiales.

En la región se han realizado algunas colecciones y estudios (véase por ejemplo, OIKOS, 1983) que revelan la riqueza, en cuanto a fauna y flora que aún subsiste.

Generalidades del ave estudiada.

A *Thalurania furcata colombica* se le conoce comúnmente en Cundinamarca con el nombre de "colibrí" o "tomineja moradita" (OLIVARES, 1969). Su areal de distribución va desde el sur de México, a través del trópico suramericano hasta Bolivia y el suroccidente del Brasil (MEYER DE SCHAUENSEE, 1949). En Colombia, en las zonas Tropical y Subtropical alta de las montañas de Santa Marta, la Cordillera Oriental y el valle superior del Magdalena (MEYER DE SCHAUENSEE, 1964).

Existe dimorfismo sexual en cuanto a coloración y tamaño en la subespecie. El macho es bastante más vistoso, la longitud total de su cuerpo es de aproximadamente 113 mm, mientras que la hembra mide cerca de 102 mm.

Trabajo de campo.

El trabajo de campo se desarrolló de abril a septiembre de 1983; dedicándole dos semanas de cada mes y por lo general 10 horas del día, para un mínimo total de 720 horas de labor.

Durante el primer mes se realizó el reconocimiento del sector, recorriendo transectos lineales ubicados al azar y de aproximadamente 100 m., a lo largo de los cuales se establecieron estaciones de observación.

Para obtener el material botánico de referencia, se coleccionaron las plantas en floración siguiendo la metodología de FORERO (1977). Las flores de las especies visitadas por el colibrí, se conservaron en alcohol al 40% para detallar posteriormente su morfología.

Fueron observadas en primer término las plantas con características ornitófilas o con presencia de ácaros en el néctar. Se hicieron registros descriptivos pormenorizados de las flores, y generales del hábitat y hábito de las plantas. Para medir la producción de néctar, se empleó el método descrito por ESCOBAR & GIRON (1982) con algunas modificaciones, puesto que las mediciones se efectuaron tres veces al día durante varios días y el número de éstas estuvo sujeto a la abundancia y asequibilidad de las flores. La concentración de azúcar para cada especie se midió con un refractómetro de bolsillo marca Bellingham & Standley, y se tomaron muestras en varias flores de la misma o de diferentes plantas.

Se hicieron anotaciones no sólo del comportamiento de libación del colibrí, sino también de todos aquellos aspectos involucrados de una u otra manera con éste. Se registró el número de visitas por hora a las flores y la duración de las mismas en cada flor, para lo cual se usó un cronómetro.

Dos veces por mes se colocaron una o dos mallas de nylon y a los colibríes capturados se les midió la longitud del ala cuerda (MORENO & LÓPEZ, 1982) y culmen expuesto (BALDWIN *et al.*, 1931), fueron pesados, marcados con tinta (STILES & WOLF, 1973) y papel "con-tac" y, finalmente, liberados.

La metodología para el análisis del polen y los resultados, aparecen con detalle en AYALA (1985).

RESULTADOS Y DISCUSION

Thalurania furcata dispuso de néctar durante toda la época de estudio. Ocho de las 15 especies de plantas visitadas por el colibrí estuvieron en floración continua, y la sucesión de períodos de floración de las restantes, cobijó prácticamente los seis meses (Cuadro 1). Varios autores (HEINRICH & RAVEN, 1972; STILES, 1978 b, 1979), han visto que este comportamiento secuencial en las especies de una comunidad vegetal que comparten los mismos polinizadores, es una adaptación para reducir la competencia por los servicios de éstos, favoreciendo el entrecruzamiento y beneficiándolos con una oferta continua de néctar y polen.

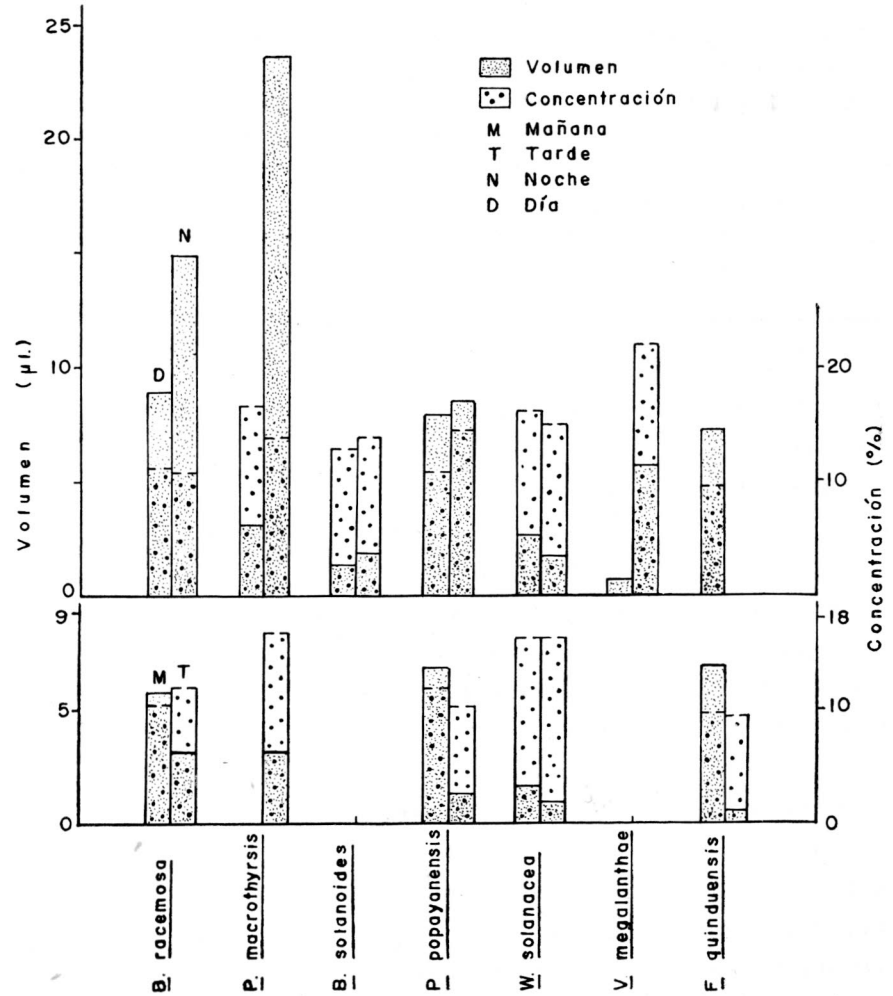
El colibrí prefirió la orilla del bosque (en donde había mayor abundancia de fuentes de alimento) aunque también incursionó en lugares abiertos (pradera artificial y claros del bosque) y, eventualmente, en el bosque. Debido

a la invasión periódica de niebla y a las características estructurales del bosque de Pedro Palo, la cantidad de luz que llega a los estratos bajos es escasa; la disminución en la intensidad y calidad de la radiación afectarían la fotosíntesis (RICHTER, 1972), presentándose el fenómeno mencionado por STILES (1975), quien señala que pocas plantas de este microhábitat, en los bosques tropicales, son polinizadas por aves, en contraste con las numerosas especies ornitófilas en las brechas de luz. Los estratos más importantes de la vegetación fueron el arbóreo y el arbustivo (Anexo 1).

Familia	*Especie*	*Abr.*	*Mar.*	*Jun.*	*Jul.*	*Agt.*	*Sep.*
AMARYLLIDACEAE	*Bomarea racemosa*						
BALSAMINACEAE	*Impatiens balsamina*						
BOMBACACEAE	*Quararibea uribei*						
CAPPARIDACEAE	*Podandrogyne macrothyrsis*						
FABACEAE	*Erythrina edulis*						
GESNERIACEAE	*Besleria solanoides*						
MELIACEAE	*(Cedrela montana)*						
ROSACEAE	*Rubus floribundus*						
ROSACEAE	*Rubus guianensis*						
RUBIACEAE	*Coussarea* sp.						
RUBIACEAE	*Palicourea popayanensis*						
RUTACEAE	*Fagara quinduensis*						
SOLANACEAE	*Witheringia solanacea*						
VERBENACEAE	*Cornutia odorata*						
VOCHYSIACEAE	*Vochysia megalanthae*						

CUADRO 1. Gráfico de floración de plantas visitadas por *Thalurania furcata.* (Tomado de AYALA, 1985).

Teniendo en cuenta las características de producción de néctar (Cuadro 2), antesis, color, forma de la corola, olor, orientación espacial y engrosamiento de la base de la flor (Anexo 1), se encontró mayor grado de ornitofilia en *Besleria solanoides, Bomarea racemosa, Cornutia odorata, Erythrina edulis* y *Palicourea popayanensis;* intermedio, en *Coussarea* sp. *Fagara quinduensis, Quararibea uribei, Witheringia solanacea, Vochysia megalanthae* y la Meliaceae (posiblemente *Cedrela montana,* según HERNÁNDEZ, 1985) y, finalmente, poco o ninguno en *Impatiens balsamina, Podandrogyne macrothyrsis, Rubus floribundus* y *Rubus guianensis.*



CUADRO 2. Volumen y concentración de azúcar en el néctar producido por algunas especies en Pedro Palo. (Tomado de AYALA, 1985).

Siguiendo la clasificación de FEINSINGER & COLWELL (1978), *I. balsamina, R. floribundus, R. guianensis* y, muy posiblemente, *P. macrothyrsis,* se pueden considerar "Flores del tipo para insectos" y, las restantes, como "Flores agrupadas de recompensa moderada".

Comportamiento de "forrajeo" (foraging)

Thalurania furcata colombica pertenece a la Subfamilia Trochilidae (STILES, 1978 a; FEINSINGER *et al.,* 1979) y se le puede calificar como "no especializado". Según SNOW (1981), los colibríes designados así se caracterizan por poseer pico recto y corto (entre 12 y 20 mm de longitud), visitan por

lo general flores de corola ligeramente más larga que el pico, pertenecientes a plantas de diversos hábitos; ellas producen numerosas flores para atraer a diferentes colibríes, que a menudo las encuentran defensibles. En la Figura 1, se ilustra la relación entre tamaños del pico de *T. furcata* y de las flores que visita en Pedro Palo.

Los machos y hembras de *Thalurania furcata* tenían un gusto alimenticio similar y frecuentaban los mismos hábitats; sin embargo, se observó un número bajo de enfrentamientos en comparación con los ocurridos entre individuos del mismo sexo, o entre *T. furcata* y otras especies de colibríes y aun de mieleros (Coerebidae).

Para disminuir los riesgos asociados con la competencia por el alimento, los machos y hembras podían divergir en el aprovechamiento del recurso néctar, en aspectos relacionados con la estrategia alimenticia, y el uso temporal o espacial del mismo.

—*Diferencia de estrategia alimenticia:* la disponibilidad de alimento influyó en el comportamiento de "forrajeo" del colibrí; en general, las plantas o grupos de plantas con gran número de flores o, con menos flores pero mejor producción de néctar, provocaban reacciones de apropiación y defensa, de lo contrario eran visitadas sólo esporádicamente. Sin embargo, el macho demostró una mayor tendencia a la territorialidad; la hembra, aunque también defendió recursos en áreas determinadas, optaba comúnmente por la estrategia del "ruteo" (triplining), o sea por la búsqueda y aprovechamiento de fuentes aisladas de néctar, sin defenderlas.

Algunos autores han tenido presentes las características morfométricas para vislumbrar el patrón de "forrajeo" de los colibríes:

Feinsinger & Chaplin (1975) y Feinsinger *et al.* (1979), consideraron de gran importancia el "disco de sustentación del ala" (cociente entre el peso del cuerpo y un círculo cuyo diámetro es la envergadura del ave), para interpretar el posible tipo de estrategia. Con base en el promedio de datos obtenidos de siete machos y dos hembras capturados en este estudio, se halló un valor de "disco de sustentación del ala" para los primeros (0.0322), muy similar al de las últimas (0.0341). Esto sugeriría que machos y hembras siguen prácticamente el mismo comportamiento; sin embargo, la confiabilidad del resultado es discutible, si se considera no sólo el tamaño pequeño de la muestra, sino también que el cálculo del "disco de sustentación del ala", involucra el peso del colibrí y, según Feinsinger *et al.* (1979), este parámetro varía no sólo a través del año, sino de los días y aun del día.

Snow & Snow (1980) desarrollaron un método práctico para deducir la posible estrategia alimenticia seguida por un colibrí, consistente en hallar

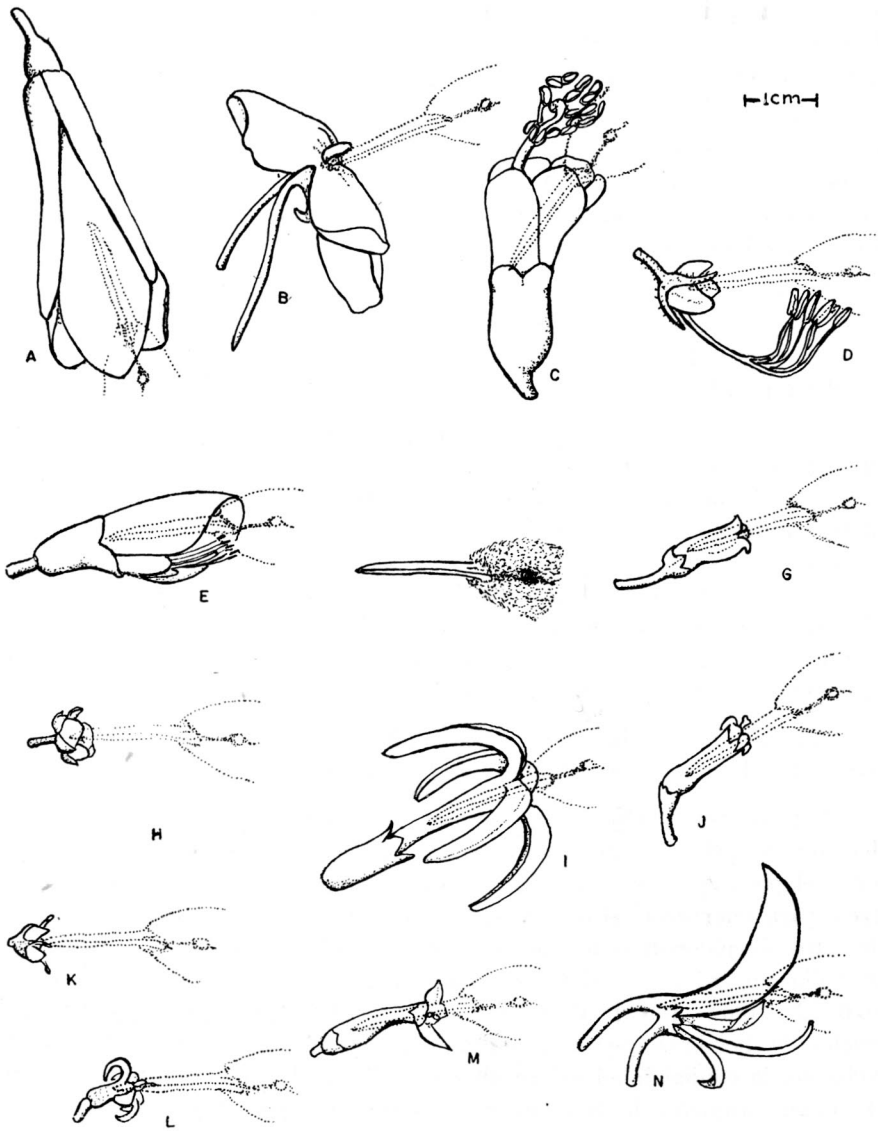


FIGURA 1. Colocación del pico de *Thalurania furcata* en la corola durante la libación en: A. *Bomarea racemosa;* B. *Impatiens balsamina;* C. *Quararibea uribei;* D. *Podandrogyne macrothyrsis;* E. *Erythrina edulis;* G. *Besleria solanoides;* H. *Rubus floribundus;* I. *Coussarea* sp.; J. *Palicourea popayanensis;* K. *Fagara quinduensis;* L. *Witheringia solanacea;* M. *Cornutia odorata* y N. *Vochysia megalanthae.*

la relación pico como porcentaje del ala cuerda. Encontraron una proporción alta de especies que se comportaban como "ruteras" cuando dicha relación daba igual o mayor del 38%, y territoriales, cuando ocurría entre 20 y 32%. Utilizando las mediciones de nueve colibríes capturados en este trabajo, y las obtenidas de 18 pieles (14 de hembras y 4 de machos) de *Thalurania furcata colombica,* existentes en el Instituto de Ciencias Naturales, Museo de Historia Natural de Bogotá, se calculó un valor de 36.47% para las hembras y 31.67% para los machos. Lo anterior indicaría un comportamiento intermedio en la especie, inclinado, sin embargo, hacia el "ruteo" en las hembras y a la territorialidad en los machos. Estos resultados concuerdan con lo observado en Pedro Palo.

Feinsinger & Colwell (1978) catalogaron el comportamiento alimenticio de los colibríes con base en parámetros de las fuentes de néctar utilizables y atributos morfoetológicos. De acuerdo con esa clasificación, *Thalurania furcata* macho quedaría incluido en la categoría de "territorial" y la hembra en la de "generalista", desempeñándose como "territorial" o "rutera baja recompensa", según la disponibilidad de flores y el medio ambiente competitivo.

—*Distribución temporal del alimento*: se evidenció una clara ordenación a través del tiempo, para la utilización de cuatro arbolitos de *Fagara quinduensis* por parte de machos y hembras de *Thalurania furcata.* La mayor actividad de libación y defensa en las hembras ocurrió entre 11:00 am. y 12:00 m., luego decayó progresivamente hasta niveles muy bajos en la tarde; en cambio los machos fueron especialmente activos en las horas de la tarde, en particular de 2:00 a 3:00 pm. El 60% de los ataques efectuados por la hembra sucedieron contra *Ocreatus underwoodii,* y el 33.3% y el 6.7%, respectivamente, contra hembras y machos de su misma especie; mientras que el 70% de los ataques del macho fueron dirigidos a individuos de su mismo sexo y especie, el 20% a *O. underwoodii* y el 10% a hembras de *T. furcata.*

—*Distribución espacial del alimento:* la abundancia de flores en un árbol de *Quararibea uribei,* atrajo a numerosos colibríes. En los primeros días de floración, establecieron territorios cuatro machos y tres hembras de *Thalurania furcata,* y dos *Boissonneaua flavescens;* en los últimos, varios individuos de *Ocreatus underwoodii.*

En este caso, la competencia se hacía más crítica y más evidente el peligro de enfrentamiento entre sexos, dada la proximidad de los competidores. Sin embargo, ellos escogieron áreas diferentes dentro del mismo árbol; las hembras se ubicaron hacia la parte oriental y los machos prefirieron la occidental a excepción de uno que incursionaba en la parte baja (en particular la oriental), no tan apetecible como la alta, a juzgar por el número de visitas y enfrentamientos en una y otra. Los machos de *Thalurania fur-*

cata efectuaron un 44% de ataques a otros machos de su especie y 19% a las hembras, un 31% y 6% a otras especies de colibríes y a mieleros respectivamente. Las hembras agredieron principalmente a colibríes de otras especies (56%) y en menor proporción a hembras (32.3%) y machos (11.7%) de su propia especie.

Distribución del tiempo de actividad diurna en los territorios.

Utilizando el promedio de registros de tres territorios pertenecientes a sendas hembras y los datos obtenidos del territorio de un macho, se encontraron algunas diferencias en la distribución del presupuesto de tiempo (Tabla 1).

Calculando la producción total de néctar en los territorios máximos (AYALA, 1985) se halló que el del macho era más rico en recurso néctar, que cada uno de los defendidos por las hembras. Así pues, se explica que él dedicará más tiempo que las hembras a las actividades relacionadas con la defensa del alimento (vigilancia y despliegues de advertencia e intimidación desde las perchas, y agresiones), a su vez este gasto energético sería recompensado por la abundancia y proximidad del alimento. Por esta razón, el macho invirtió un porcentaje de tiempo notablemente mayor en el "percheo" (perching) que en la libación; lo contrario sucedió para las hembras. Así mismo, éste prestó mayor atención que ellas a la persecusión (Tabla 1).

Sexo	Porcentaje de tiempo para cada actividad en el área			
	Libación	"Percheo"	Defensa	Persecución de insectos
Macho	16.90	77.80	3.20	2.10
Hembra	64.20	32.30	1.70	1.70

TABLA 1. Porcentaje de tiempo dedicado por *Thalurania furcata* a las diferentes actividades en el día.

No se puede asegurar con certeza los motivos de desaparición temporal de las aves del territorio*; se presume que el colibrí iba en busca de sitios con mejores ofertas de alimento, o de agua para el baño diario. El macho

* Este tiempo no fue tomado en cuenta para el cálculo de actividades diarias, lo cual constituiría una fuente de error.

ANEXO 1 Algunas características de las plantas que proporcionan alimento a *Thalurania furcata* en Pedro Palo

FAMILIA	ESPECIE	HABITAT	HABITO	ESTRATO	X̄flores abiertas /planta	COLOR	OLOR	Long. tubo de corola(mm)	Orient flor
Amaryllidaceae	*Bomarea racemosa*	bB,ByC	Bejuco	De trepadoras	43,25	Rojo	No	48,25	P
Balsaminaceae	*Impatiens balsamina*	bByC	Hierba	Herbáceo	2,37	Blanco, Rosado, Rojo o Lila	No	32,6 (el espolón)	A
Bombacaceae	*Quararibea uribei*	bB	Arbol	Arbóreo	300,0	Blanca	Fragancia suave	23,4	A
Capparidaceae	*Podandrogyne macrothyrsis*	bBy a	Subarbusto	Arbustivo	15,0	Morado	Desagradable	5,58	H
Fabaceae	*Erythrina edulis*	a	Arbol	Arbóreo	500,0	Rojo y Naranja	No	20,75	A,HyP
Gesneriaceae	*Besleria solanoides*	bByB	Subarbusto	Arbustivo	1,69	Anaranjado	Fragancia suave	13,95	A
Meliaceae	(*Cedrela montana*)	a	Arbol	Arbóreo	-	Rosado	-	14,6	H,A
Rosaceae	*Rubus floribundus*	bBya	Arbusto	Arbustivo	-	Blanco	No	-	H,A
Rosaceae	*Rubus guianensis*	bBya	Arbusto	Arbustivo	-	Rosado	No	-	H,A
Rubiaceae	*Coussarea sp*	c	Arbol	Arbóreo	700,0	Blanco	Fragancia intensa	22,41	H,A
Rubiaceae	*Palicourea popayanensis*	bBoC	Arbol	Arbóreo	39,0	Amarillo	No	19,73	H,A
Rutaceae	*Fagara quinduensis*	bByC	Arbolito	Arbustivo	600,0	Crema	Fragancia suave	4,26	H,A
Solanaceae	*Witheringia solanacea*	bByC	Arbusto	Arbustivo	40,0	Crema	Fragancia suave	4,4	P,HyA
Verbenaceae	*Cornutia odorata*	a	Arbol	Arbóreo	60,0	Morado	No	13,5	A
Vochysiaceae	*Vochysia megalanthae*	a y bB	Arbol	Arbóreo	50,0	Amarillo	Fragancia suave	24,22 (con espolón)	A

bB borde de bosque B bosque C claros a lugares abiertos A hacia arriba H horizontal P péndula

territorial se alejaba algunas veces de su área, pero tardaba relativamente poco en regresar; la hembra, en cambio, desaparecía por lapsos más largos. Es muy posible que ella optara por el "ruteo" cuando la oferta de néctar era baja en su territorio, y regresara cuando había disponibilidad aceptable de alimento.

Competidores nectarívoros.

Se vio que, excluyendo a *Thalurania furcata,* 15 especies de colibríes visitaron por lo menos en una oportunidad las plantas frecuentadas por aquél. Los que compartían con más frecuencia el gusto alimenticio de *T. furcata* eran *Acestrura mulsanti, Chlorostilbon gibsoni, Ocreatus underwoodii, Amazilia cyanifrons, Colibri thalassinus, Coeligena coeligena* y *Coeligena prunellei,* principalmente. Entre los Coerebidae se distinguió *Diglossa sittoides* y en menor grado *Coereba flaveola* y *Diglossa albilatera.*

Los visitantes ocasionales de los territorios, tales como garrapateros *(Crotophaga ani),* copetones *(Zonotrichia capensis)* y tanagras *(Tangara parzudakii, T. arthus,* etc.) nunca fueron atacados debido a que, por su dieta no nectarívora, no presentaban perjuicio para el residente; sin embargo, posibles competidores por néctar como *Chlorophanes spiza* (Coerebidae), abejorros *(Bombus excellens, Bombus melaleucus),* mariposas pequeñas y abejas (*Apis mellifera* y *Trigona* spp.) tampoco fueron agredidos, éstas últimas quizás porque por su tamaño no producían desfalcos considerables de néctar. En cambio, sí fueron objeto de señales agresivas algunas mariposas grandes como *Heliconius clysonimus.*

AGRADECIMIENTOS

La autora expresa sus agradecimientos a la Frank M. Chapman Memorial Fund, del American Museum of Natural History, por la beca de financiación parcial del trabajo; a los doctores D. W. Sow y A. Cadena por su acertada orientación; a los doctores J. M. Idrobo, R. Jaramillo y G. Lozano por su colaboración en algunas determinaciones botánicas; a los doctores J. H. Hernández, O. Rangel y E. Zerda por sus sugerencias; a la Central Cristiana de Juventudes por permitir desarrollar el estudio en la finca de su propiedad; a mis padres y hermanos y al compañero J. A. Gil, por su valiosa colaboración. Agradecimientos póstumos al doctor H. Romero por su apoyo en las etapas iniciales del proyecto.

REFERENCIAS

Ayala, A. V. 1985. Observaciones sobre las interacciones entre el colibrí *Thalurania furcata colombica* Bourcier, y las flores que le sirven de fuente de alimento en un Bosque Subandino. Tesis Biol., Universidad Nacional de Colombia.

BALDWIN, S. P., H. C. OBERHOLSER, & L. G. WORLEY. 1931. Measurement of birds. Scientific publication of the Cleveland Museum of Natural History, Cleveland, Ohio.

CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Rev. Acad. Col. Cienc. Exact. Fis. y Nat., Bogotá, **10**: 221-264.

EPTING, R. J. & T. M. CASEY. 1973. Power output and wing disc loading in hovering hummingbirds. The American Naturalist, **107**: 761-765.

ESCOBAR, L. & M. GIRÓN. 1982. Biología de la reproducción en las plantas superiores Actualidades Biológicas, **11**: 78-85.

FEINSINGER, P. & S. B. CHAPLIN. 1975. On the relationship between wing disc loading and foraging strategy in hummingbirds. The American Naturalist. **109**: 217-224.

FEINSINGER, P. & R. K. COLWELL. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. Amer. Zool., **18**: 779-795.

FEINSINGER, P. & R. K. COLWELL, J. TERBORGH & S. B. CHAPLIN. 1979. Elevation and the morfology, flight energetics and foraging ecology of tropical hummingbirds. The American Naturalist, **113**: 481-497.

FORERO, E. 1977. Instrucciones para coleccionar plantas. Notas Divulgativas No. (7). Instituto de Ciencias Naturales, MHN. Universidad Nacional de Colombia.

HEINRICH, B. & P. H. RAVEN. 1972. Energetics and pollination ecology. Science, **176**: 597-602.

HERNÁNDEZ, J. 1985. Comunicación personal.

HIMAT. 1983. Mimeografiado.

HOLDRIDGE, L. 1979. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, San José, Costa Rica.

MEYER DE SCHAUENSEE, R. 1949. The birds of the Republic of Colombia, Part. 2. Caldasia, **5**: 381-644.

— 1970. The species of birds of South America. Philadelphia Academy of Natural Sciences, Livingston Publishing Company, Wynnewood, Pennsylvania.

MORENO, J. G. & R. LÓPEZ. 1982. Contribución al conocimiento avifáunico de las islas San Bernardo, Tintipán, Múcura, Ceycén y Maravilla en la costa norte de Colombia. Tesis Biol., Universidad Nacional de Colombia.

MURCIA, C. 1983. Estructura y dinámica del gremio de colibríes (Aves: Trochilidae) en Bosque Andino. Tesis Biol., Universidad del Valle.

OIKOS. 1983. Cuadernos Ecológicos, **1**: 1-16.

OLIVARES, A. 1969. Aves de Cundinamarca. Dirección de Divulgación Cultural, Universidad Nacional de Colombia.

RICHTER, G. 1972. Fisiología del metabolismo de las plantas. Compañía editorial Continental S. A., México.

SNOW, D. W. & B. K. S. SNOW. 1980. Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) **38**: 105-139.

SNOW, D. W. 1981. Coevolution of birds and plants, *in:* The Evolving biosphere. P. L. Forey, British Museum (Nat. Hist.) Cambridge, University Press.

STILES, F. G. 1975. Ecology, flowering phenology and hummingbird pollination of some costarican *Heliconia* species. Ecology, **56:** 285-301.

— 1978a. Ecological and evolutionary implications of bird pollination. Amer. Zool., **18:** 715-727.

— 1978b. Temporal organization of flowering among the humminbird foodplants of a tropical west forest. Biotropica, **10:** 194-210.

— 1979. El ciclo anual de una comunidad coadaptada de colibríes y flores en el bosque tropical muy húmedo de Costa Rica. Rev. Biol. Trop., **27:** 75-101.

STILES, F. G. & L. L. WOLF. 1970. Hummingbird territoriality at a tropical flowering tree. The Auk, **87:** 467-491.

— 1973. Techniques for color marking hummingbirds. Condor, **75:** 244-245.

VAN DER PIJL, L. & C. H. DODSON. 1969. Orchids and birds, *in:* Orchid flowers, their pollination and evolution. The fairchild tropical garden and University of Miami Press, Coral Gables, Florida.

WOLF L. L., F. G. STILES & F. R. HAINSWORTH. 1976. Ecological organization on a tropical highland hummingbird community. The Journal of animal ecology, **45:** 349-379.